Über vergrünte Blüten von *Viola alba* Bess.

von

Dr. M. Kronfeld.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Jänner 1888.)

Im Frühlinge des Jahres 1887 erhielt ich vom Herrn Schullehrer J. Haring in Stockerau bei Wien ein noch frisches Exemplar der *Viola alba* Bess. β *scotophylla* (Jord.), an welchem die Triebe der letzten Vegetationsperiode, einschliesslich der zu denselben gehörigen Blüten, in eigenthümlicher Weise deformirt waren. Mit besonderer Rücksicht auf die vergrünten und aufgelösten Blüten soll diese Verbildung im Folgenden ausführlich beschrieben werden. Die beigegebene Tafel wird die wichtigsten Details zur Darstellung bringen.

Viola alba gehört mit *Viola odorata* L., *Viola austriaca* A. et J. Kern. und anderen Arten in die Rotte der Acaules oder zweiachsigen Veilchen. Auf langen Stielen erheben sich die Blumen als Sprossungen zweiten Grades über das Laubwerk. Von Blüten war an dem Exemplar der *Viola alba*, welches die Unterlage dieser Untersuchung abgibt, zunächst nichts zu sehen. Erst nachdem die ausgewachsenen Laubblätter der vorjährigen Vegetationsperiode entfernt waren, wurden zwei den Auszweigungen des Rhizomes dicht aufsitzende Rosetten wahrnehmbar, welche in ihrem Innern die aufgelösten Blüten bargen. Vorausgesetzt, dass eine dem Anscheine nach regellose büschelförmige Anhäufung von Blattgebilden, welche die beiden generativen Producte (Pollen, Ovula) aufwies, den Namen einer „Blüte" überhaupt noch verdiente.

Jede Rosette bestand aus einer äusseren vegetativen und einer inneren generativen oder Blütenzone. Eine Abgrenzung der beiden Regionen war aber unmöglich, weil, wie sich alsbald

Aut. del
Lit. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.
Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss. math. naturw. Classe. Bd. XCVII. Abth. I. 1888.

zeigen wird, die Blattgebilde der Rosette sich nirgends sprungweise, sondern nach allen Radien ganz allmählich und fortschreitend metamorphosirt erwiesen.

Da beide Rosetten sich wesentlich gleichartig aufbauten, so wird es genügen jene Verhältnisse zur Sprache zu bringen, welche bei der stufenweise und centralwärts erfolgten Zergliederung einer derselben klargelegt wurden. Nur so wird überflüssigen Wiederholungen von vorneherein begegnet werden können.

Zu äusserst wurde eine Reihe schuppiger bleicher Niederblätter angetroffen. Dieselben unterschieden sich von den an der Basis des normalen Laubblattes (Fig. 1) vorfindlichen Nebenblättern durch grössere Breite und unregelmässige Zahnung des Randes. Oft genug zeigten sich diese Niederblätter im Bereiche eines seitlichen Lappens (Fig. 2) oder zum grösseren Theile (Fig. 3) laubblattartig ausgebildet, das heisst grün gefärbt und in anatomischer Beziehung dem Nomophyllum ganz äquivalent. Dabei war die chlorophyllhaltige Partie gegen den bleichen Theil des Blattes durchwegs scharf und geradlinig abgegrenzt. Analoge Gebilde, beziehungsweise Blättchen, welche zur Hälfte oder sogar zu drei Vierteln petaloid gestaltet waren und im Übrigen wegen ihrer grünen Färbung und deutlichen Behaarung einem Laubblatte gleichkamen, beobachtete ich gelegentlich an einer Chloranthie von *Rosa indica*. Während hier im Sinne Goethe's die rückschreitende Metamorphose angedeutet war, und ein Phyllom höherer Ordnung den Übergang zu einem solchen niedrigerer Stufe vermittelnd zur Schau bot, können die erwähnten Niederblätter von *Viola alba* als Beispiele der fortschreitenden („regelmässigen") Metamorphose bezeichnet werden.

Die nun folgenden Phyllome der Rosette trugen in ausgesprochener Weise Laubblattcharakter. Doch war die Spreite vom Blattstiele nicht so scharf geschieden, wie beim Laubblatte eines normalen Triebes, sondern dieselbe verlief allmählich in den breiten Stiel (Fig. 4). Nebenblätter waren entweder paarweise oder nur einzeln vorhanden, oder sie waren auch völlig unterdrückt. Die Spreite des dem äusseren Umrisse nach beiläufig spatelförmigen Blattes erschien zudem von den Rändern her eingebogen (Fig. 4) oder auch in Form einer geschlossenen

Röhre eingerollt. Auffällig war die derbe, geradezu knorpelartige Consistenz dieser Randrollen, ein Moment, welches, wie alsbald gezeigt werden soll, zu einem bestimmten Rückschlusse über die Aetiologie der Verbildung von *Viola alba* erwünschte Gelegenheit bot. Es ist nämlich diese Blattrandrollung von F. Thomas und F. Löw als Cecidium der *Viola silvestris* Lam. bezeichnet und für identisch mit der schon früher von Trail und Binnie auf *Viola canina* L. gefundenen Galle erklärt worden.[1] Ferner beschrieb Calloni im Jahre 1886 vergrünte Blüten von *Viola alba* Bess. β *scotophylla* (Jord.), in deren Ovaren zahlreiche Larven einer der *Cecidomyia Sisymbrii* Schrank nächstverwandten Mücke zur Beobachtung gelangten.[2] Und im gleichen Jahre fand Kieffer auf *Viola silvestris* Lam. besagtes *Cecidium* in Lothringen. Es gelang ihm auch das Insect zu ziehen, welches als Larve die Veilchentriebe behaftet. Dasselbe findet sich bei Kieffer[3] als *Cecidomyia affinis* neu beschrieben und darf wohl auch für den Urheber der uns beschäftigenden Deformation von *Viola alba* gehalten werden.

Auch die weiter im Innern der Rosette befindlichen Blättchen wiesen eingerollte und knorpelartig verdickte Ränder auf (Fig. 5, 6). Die Einrollung des Randes ist in allen diesen Beispielen an und für sich durch die *vernatio convolutiva* des Veilchenblattes vorgebildet. Durch die Einwirkung des Insectes wird also die Rollung nur fixirt und gleichsam ausgesteift. Freilich muss bemerkt werden, dass auf dem Querschnitt durch ein in Knospenlage abgepflücktes Nomophyllum von *Viola* die Ränder sich in einer Spirale von mehreren Umläufen eingerollt zeigen, während die Rollung der Blattgebilde an der deformirten *Viola alba* kaum den vollen Umfang eines Kreises überschritt.

Die in Fig. 5 und 6 dargestellten Phyllome ahmten in ihrer Gestalt ein Nomophyllum von *Viola* treffend nach. Nebst der mit Randrollen versehenen Spreite war ein deutlich abgesetzter Stiel und ein Paar von Nebenblättern zu unterscheiden. Um so

[1] Cf. F. Löw., Beiträge z. Naturgeschichte der gallenerzeugenden Cecidomyiden. Verhandl. d. zool.-botan. Ges. in Wien, 1886, S. 510.

[2] Calloni, Larve di Cecidomyia sulla *Viola* etc. Rendiconti del Istit. Lombardo di Milano, 1886, pag. 220—240.

[3] Kieffer, Beschreibung neuer Gallmücken etc. Zeitschrift für Naturwissenschaften. Halle, 1886, S. 330—332.

auffallender musste daher die petaloide Färbung und Consistenz dieser Blättchen erscheinen. Wie die anatomische Untersuchung lehrte, handelte es sich um eine Combination von Laub- und Blumenblatt in dem Sinne, dass den äusseren Formen des ersteren der anatomische Bau des letzteren entsprach. Die fortschreitende Metamorphose drückte sich also in der Structur, in den Gewebe- und Zellenformen des Phylloms aus, ohne die äussere Form desselben merklich beeinflusst zu haben. Der Rand erschien entweder mit fein zugespitzten dreieckigen Zähnchen (Fig. 5) oder mit seichten Wellungen (Fig. 6) versehen.

Nur ganz vereinzelt kamen unter diesen nach Eichlers Terminologie in die Rangstufe der Hypsophylla zu reihenden Gebilden, wirkliche Petala vor (Fig. 7). Doch waren dieselben ausnahmslos ungespornt.

Während Calloni und, soviel aus seinen Bemerkungen zu entnehmen ist, nicht minder Kieffer, deformirte *Viola*-Blüten antrafen, bei denen die diagrammatischen Verhältnisse als solche nicht erheblich gestört waren, war die Vergrünung in unserem Falle so weit vorgeschritten, dass, wie bereits erwähnt wurde, von einer Blüte als einem abgeschlossenen Organcomplexe nicht die Rede sein konnte; ja nicht einmal über die Frage, ob eine oder mehrere Blüten in jede Rosette aufgegangen seien, liess sich etwas Thatsächliches ermitteln. Genug an dem, dass die Anzahl der Pollenblätter mindestens für zwei Blüten im Centrum jeder Rosette sprach.

Durch seine „Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung“ hat Engler[1] überzeugend dargethan, dass alle Metaspermen, anlangend die Erscheinungen in der Ausbildung und Beschaffenheit der Pollenbehälter, sich auf einen gemeinsamen Grundtypus zurückführen lassen: „überall werden zwei vordere und zwei hintere Antherenfächer angelegt und jede Antherenhälfte besteht aus einem vordern und einem hintern Antherenfach, es gibt bei den Metaspermen weder Antheren, deren sämmtliche Fächer auf der morphologischen Oberseite, noch solche, deren sämmtliche

[1] In Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftl. Botanik, 1875, S. 306 ff.

Fächer auf der morphologischen Unterseite liegen.“ Wenn daher die Antheren an dem verwachsenen Pollenblatt der normalen *Viola*-Blüte so ausgesprochen einseitig, und zwar an der gegen die Blütenachse gerichteten ebenen Fläche, in Erscheinung treten (Fig. 8), so muss man sich vorstellen, dass dieselben an den Flanken des Pollenblattes ursprünglich entstanden sind und erst durch spätere Wachsthumsverhältnisse auf die Innenseite geschoben wurden. Übrigens stellen die beiden Antheren der Länge des Organes entsprechend orientirte Säckchen dar, die sich mit Längsrissen öffnen und gegen die nur wenig verjüngte Basis des Stamen ein wenig divergiren. Nach oben geht das Pollenblatt in eine dünnhäutige Zellenfläche über, welche nach Art einer Tiara zugeschnitten ist und sowohl wegen der Structur als auch wegen der lebhaft grünen Färbung an das Blatt eines Laubmooses erinnert. Dieser Anhang oder Appendix wird allgemein für eine Erweiterung des freien Connectivalendes angesehen.[1] Der besonderen Formverhältnisse halber erinnert das Stamen von *Viola* an jenes gewisser Coniferen, so besonders von *Sciadopitys verticillata* S. et Z., wie aus der Vergleichung von Fig. 8 mit der Reproduction des Stamen der Schirmtanne in Engler-Prantl's „Natürlichen Pflanzenfamilien“, II. Theil, I. Abtheilung, S. 85 (Fig. 41*a*, *b*) ohne Weiteres erhellt. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass zwei im Systeme so weit entfernte Gattungen wie *Viola* und *Sciadopitys* äusserlich gleiche Pollenblätter besitzen.

Die beiden im Diagramme als „vorderen“ anzusprechenden Pollenblätter von *Viola* tragen auf ihrer Rückenseite einen verhältnissmässig langen schwertförmigen Fortsatz (Fig. 9). Das Paar der Fortsätze reicht in den Sporn hinein, welchen das vorderste Petalum formirt und enthält das Nectargewebe. Nach Jürgens[2] wird der Nectar durch die stumpfconischen Papillen (Fig. 9) abgesondert, welche dem freien Ende des Fortsatzes in

---

[1] Besonders mächtig ist der Connectivfortsatz bei dem Violaceen-Genus *Alsodeia* entwickelt. Dagegen stellt er bei *Amphirrhox* nur ein schmallineares Züngelchen dar. (Cf. Eichler, Violaceae in Martius, Flora Brasil. XIII, 1, Tab. 77, 75.) Das Genus *Viola* nimmt zwischen diesen Extremen eine vermittelnde Stellung ein.

[2] Jürgens bei Behrens, cf. Anm. [1] auf der folgenden Seite.

dichter Flucht aufsitzen und dasselbe wie mit einer Mütze bekleiden. Diese Papillen erscheinen, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, besonders an der unteren Schneide des Fortsatzes gehäuft und kräftig entwickelt; sie werden daselbst bis zu 0·065 *mm* lang. Wie Behrens[1] angibt, sind die Papillen mit einer dicken Cuticula versehen, welche unregelmässige leistenförmige Verdickungen aufweist, und daher kommt es, dass dieselben bei schwächeren Vergrösserungen gekörnelt erscheinen. Ähnliche Ausstülpungen hat Stadler[2] vom Nectarium der *Diervilla rosea* Lindl. beschrieben und abgebildet.

Diesem kurzen Excurse über die normalen Gestaltungsverhältnisse der Staminen von *Viola (alba β scotophylla)* möge sich die Erörterung jener Veränderungen anschliessen, welche die Pollenblätter in den Rosetten von *Viola alba* wahrnehmen liessen. Hiebei wird es sich empfehlen: erstens die den „hinteren" Gliedern des Androeceums entsprechenden, und zweitens die „vorderen", mit Nectarien versehenen Staminen vorzunehmen.

Die hinteren Staminen wiesen durchwegs basale seitliche Sprossungen auf (Fig. 10, Fig. 11). Dieselben traten entweder einseitig und asymmetrisch (Fig. 10) oder aber paarweise und symmetrisch (Fig. 11) auf. Ihrer Natur nach konnten diese Sprossungen als Staminodien gelten. Denn der dreieckige Appendix des normalen Stamen bildete auch an diesen Gebilden das obere Ende. Antheren waren nicht zu erkennen. Das ganze Staminodium formirte eine Rinne oder Hohlkehle, die sich seitlich am Rande des eigentlichen Pollenblattes einfügte und in den lebhaft grünen Appendix ausging. Dieser erschien nach abwärts durch eine quere Demarcationslinie vom unteren bleichen Theile des Staminodiums strenge geschieden. Das Pollenblatt als solches zeigte sich nicht eben erheblich alterirt. Es war der Länge nach seicht rinnenförmig eingebogen und im Ganzen von jener knorpelartigen Consistenz, die als Detail bei den Blättern niedrigerer Metamorphosenstufe in der Rosette, bereits oben zur Sprache kam. An Stelle der Antheren fanden sich harte callöse Randwülste vor, in deren Inneren weder von ausgebildeten Pollenzellen noch

[1] Die Nectarien. Flora, 1879, S. 240, Tab. II, Figg. 11—14.

[2] Beiträge zur Kenntniss der Nectarien. Berlin, 1886, S. 63, Fig. 147.

auch von Mutterzellen etwas zu erkennen war. Der Appendix zeigte nicht die geringste Abweichung von der Norm, es sei denn, dass er entsprechend der vom Stamen gebildeten Rinne gleichfalls rinnenförmig gestaltet war.

Die grundständigen Anhänge des Pollenblattes, auf welche wir zurückzukommen haben, könnte man für collaterale Sprossungen des Stamen erklären, oder aber dieselben als Nebenblattbildungen auffassen. Zu Gunsten der letzteren Auffassung scheinen mir zwei wichtige Gründe zu sprechen. Erinnern wir uns vor allem der in Fig. 5, 6 abgebildeten Formationen, die als Hypsophylla angesprochen wurden und thatsächlich die Gestalt des Laubblattes mit der Structur des Petalum verbanden, stellen wir ferner diese Gebilde mit dem Stamen in Fig. 11 zusammen, so gelangen wir zwanglos zur folgenden Analogisirung:

Hochblatt	Pollenblatt
Spitze	Appendix
Spreite	Antherentragende Fläche
Randrollen	Callöse Randwülste (Antheren[1])
Stiel	Verschmälerte Basis
Nebenblätter	Staminodiale Anhänge.

Unter Heranziehung teratologischer Objecte lässt sich also erschliessen, dass in dem Stamen von *Viola* sämmtliche Bestandtheile eines Nomophyllum, nämlich Spreite, Stiel und Stipeln enthalten sind; die Scheide ist als blosse Verbreiterung des unteren Endes füglich zu vernachlässigen. In diesem Sinne dürfen die staminodialen Anhänge (Fig. 10, Fig. 11) unmittelbar mit Nebenblattbildungen verglichen werden. Dass sie mitunter nur einseitig erscheinen (Fig. 10) ist von keiner weiteren

[1] A. P. de Candolle stellte sich die Antheren als Einrollungen der seitlichen Spreitenpartien vor. Diese Deutung findet in den entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen (cf. Engler, Beiträge etc.) eben so wenig eine Stütze, wie die bekannte Überspreitungstheorie Čelakovský's. Lässt man diese als scharfsinnigen Beitrag zur speculativen Morphologie gelten, wie beispielsweise Engler in den „Natürl. Pflanzenfamilien" (II. Theil, I. Abth., S. 147) verfährt, so dürfte vielleicht auch A. De Candolle's Ansicht nicht ganz von der Hand zu weisen sein. Jedenfalls würde die obige Zusammenstellung für dieselbe sprechen.

Bedeutung, denn auch an dem Nomophyllum von *Viola* findet sich öfters ein Nebenblatt unterdrückt. Basalen Anhängen, die als Stipeln aufgefasst werden, begegnet man bekanntlich auch an den Pollenblättern von *Allium, Ornithogalum* und der meisten Lauraceen. Bei *Persea* sind diese Anhänge sogar staminodial ausgebildet und decken sich daher ganz mit den Befunden an vergrünten *Viola*-Staminen.[1]

Betreffend die Deformationen der mit Nectarienfortsätzen ausgerüsteten vorderen Staminen verweisen wir auf die Figuren 12 und 13. Das Pollenblatt selbst war kahnförmig gestaltet und mit zugeschärften Rändern versehen. Mit Ausnahme des häutigen, abermals nicht wesentlich veränderten Appendix, erschien es knorpelartig ausgesteift. Der freie Rand des in Fig. 12 dargestellten Pollenblattes zeigte seichte, abgerundete Randkerbe, welche zwar Ovula-Anlagen eines Carpides mit marginaler Placentation in Erinnerung riefen, jedoch mit Rücksicht auf ihre kümmerliche Entwicklung nicht mit Bestimmtheit als solche gedeutet werden konnten. Es wäre jedenfalls von Interesse bei einer neuerlichen Untersuchung vergrünter *Viola*-Blüten nach dem Vorkommen von Eichen an den Pollenblättern zu fahnden, wie es bei *Sempervivum tectorum* öfters beobachtet und beschrieben wurde, so von Petit-Thouars[2] und neuerdings von Engler.[3] Umgekehrt hat man wieder auf Carpiden Pollensäckchen („antheroide Ovula") angetroffen, wofür nur der Fall von *Saponaria* als Beispiel angeführt sei.[4] Derartige Fälle verdienen als Bestätigungen der auch entwicklungsgeschichtlich erhärteten Homologien zwischen Stamen und Carpid,[5] beziehungsweise deren Producten, vorzüglich beachtet zu werden.

Der Nectarienfortsatz erschien zu einem löffelartigen Gebilde umgestaltet, welches das freie Ende nicht im Winkel nach abwärts, sondern nach aufwärts richtete und mit seiner Aushöhlung gegen den Rücken des Pollenblattes sah (Fig. 12, 13).

---

[1] Cf. Meissner, Lauraceae in Martius, l. c. V, 2, Tab. 54.

[2] Cf. A. de Candolle, Organographie, übers. v. Meissner, S. 480.

[3] Beiträge etc., S. 309 ff., Tab. XXIV.

[4] Kronfeld, Studien zur Teratologie der Gewächse, I.

[5] Cf. Engler, l. c.